水槽内で観察されたシラウオの産卵行動

山口 幹人,^{1a*} 藤岡 崇,^{1b} 猿渡 敏郎,² 大森 迪夫³

(2003 年 10 月 3 日受付, 2004 年 3 月 16 日受理)

¹北海道立中央水産試験場, ²東京大学海洋研究所, ³東北大学大学院農学研究科Spawning behavior of shira-uo *Salangichthys microdon* in captivityMOTOHITO YAMAGUCHI^{1a*}, TAKASHI FUJIOKA^{1b},
TOSHIRO SARUWATARI² AND MICHIO OMORI³¹Hokkaido Central Fisheries Experimental Station, Yoichi, Hokkaido 046-8555, ²Ocean Research Institute of the University of Tokyo, Nakano, Tokyo 164-8639, ³Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University, Sendai, Miyagi 981-8555, Japan

Video recordings of the behavior of 50 adult shira-uo *Salangichthys microdon* in an aquarium were analyzed to reveal their spawning behavior. Shira-uo showed unique spawning behavior that a pair shake their bodies, with the male sticking his gonopore into the female's one using the anal fin scales as a sucker. The mating behavior was that a female descended from the usual circular swimming in the upper layer to the bottom layer, males checking each other there crowded around the female and exchanged body charges to compete for the female, and a pair formed as a result of the male-male competition. The paired female led the male upward, and they spawned and ejaculated. However the pair did not always succeed in spawning and ejaculation and the low success rate may be due to the female's choice of mate. Furthermore, it was suggested that the female repeatedly spawned a small number of eggs with every spawning success by reiterating the process of mating.

キーワード：シラウオ, 産卵行動, 配偶システム, 尻鰭鱗

シラウオ科魚類は極東水域に固有で4属11種が報告されており,¹⁾日本にはアリアケシラウオ *Salanx ariakensis*, アリアケヒメシラウオ *Neosalanx reganius*, シラウオ *Salangichthys microdon*, イシカワシラウオ *S. ishikawae* の4種が分布する。^{1,2)}本研究の対象としたシラウオは, 主として海跡湖や河川の河口周辺などの汽水域に分布し, 浅い砂地に直径約1 mmの沈性卵を産むことが報告されている。^{3,4)}またシラウオは約1年という短い寿命, 雄の16~18枚の尻鰭鱗を除くすべての鱗の欠如, さらに10 cm程度の小さく半透明な体といった幼形進化の特徴を備えており, Saruwatari⁵⁾はこれらを汽水域の高い生産性へ適応するための生活史戦略の現れと見なしている (Fig. 1)。

雄の尻鰭鱗は, それぞれが皿状の形状で, 強力な吸着力を持つ吸盤として機能することが確かめられてお

り,⁶⁾繁殖行動に役立っていることが示唆されてきた^{7,8)}ものの, 確認はされていない。その他, 雄の明らかな二次性徴として, 生殖口を含む尻鰭前の基部の下方への突出, 大きく尖った胸鰭, 腹鰭, 尻鰭などがある⁷⁾が (Fig. 1), これら二次性徴の形態学的意義も不明なままである。さらに GSI が雌では30%を越えるのに対して雄では最大でも1%に達せず, また多くの系群で雌の方が雄よりも大きな体長となっているといった雌雄差もみられている。⁵⁾以上の形態的, 生態的な特徴は, 本種のユニークな繁殖行動を示唆している⁸⁾が, 飼育観察によるシラウオの産卵行動の研究はこれまでなされて来なかった。本研究では, 飼育環境下でのシラウオの繁殖行動を報告し, あわせて分割放卵および配偶システムについて論議した。同時に, 二次性徴や雌雄差の生態的意義について考察した。

* Tel : 81-152-43-4591. Fax : 81-152-43-4593. Email : yamaguchim@fishexp.pref.hokkaido.jp

^a 現所属：北海道立網走水産試験場 (Hokkaido Abashiri Fisheries Experimental Station, Abashiri, Hokkaido 099-3119, Japan)^b 現所属：北海道立栽培漁業総合センター (Hokkaido Institute of Mariculture, Kayabe, Hokkaido 041-1404, Japan)

Fig. 1 Sexual differences in external form in shira-uo (*Salangichthys microdon*), showing anal fin scales in males.

材料と方法

1995年5月8日に北海道西岸の石狩湾南部に流入する余市川河口において、集魚灯と手網を用いてシラウオ成魚102個体を採集し、ランダムに選別した50個体を直径1.3 m、深さ70 cm、容量1 m³の円形透明水槽に収容した。収容した雌の腹腔内には成熟卵が白い塊として視認され、その塊のサイズは個体毎に異なっていた。102個体の残り52個体を雌雄判別したところ、雄34尾(65%)、雌18尾(35%)の構成であり、それぞれの標準体長の平均値(±SD)は、雄70.2±2.7 mm ($n=29$)、雌69.8±3.4 mm ($n=13$)と両者に有意差は認められなかった(t -test: $p>0.05$)。

魚の壁面への衝突を避けるため水槽の外側を黒いシートで覆い、⁹⁾水槽底には中砂を敷いた。水槽には20PSUの汽水を満たし、飼育期間を通して給気を行い、1日に1回アルテミア幼生を給餌した。なお、飼育中の水温は14.2~16.9°Cであり、採集から観察開始までの飼育中に3尾の雄が死亡した。

シラウオの行動を1995年5月15日の16時から24時間にわたってVTRに記録した。水底から約20 cmの位置で黒いシートをおよそ10 cm角に切り取り、その観察窓にVTRカメラ(SONY CCD-TR3)をセットした。その視野の上下は水槽底~約50 cm上方(視野の約25%は水槽底)、横幅は約1 mであった。また水槽

Fig. 2 Mean swimming speeds and standard deviations of males and females in respective types of behavior. Letters in parentheses denote the type of behavior shown in Fig. 3.

上方に照明を設置して24時間点灯させたが、飼育室の窓からの日光のために水槽内の明るさは日周変化した。また遊泳速度は体長を7 cmと仮定し、その距離を移動するに要するVTRのコマ数から推定した。さらに類別した主な行動パターンの持続時間もコマ数から換算した。

結 果

通常の遊泳 シラウオは通常やや上方に頭を向けてゆっくりと水槽内を周回していた。水槽収容後の数日間は全個体が明瞭で密な群れを形成していたが、徐々に群れは解消され、VTR記録開始時点には遊泳方向の統一性はほぼ失われていた。その段階で雄は周回域の外側を、雌は内側を遊泳しており、それぞれの平均速度は、雄の14.2±3.8 cm·s⁻¹ ($n=10$)に対して雌は10.7±2.3 cm·s⁻¹ ($n=10$)と雄の方が速く(Fig. 2)、雌雄間に有意差が認められた(t -test: $p<0.05$)。

繁殖行動 雌雄あるいは複数の雄によって行われ、周回遊泳とは異なって繁殖に関わると推定された行動の出

Fig. 3 Spawning behavior in the high activity phase. Pale and solid arrows show the transition of motor-patterns and key movements of fishes between motor patterns, respectively.

現頻度は24時間の観察中に変化し、出現頻度が低い時間帯から高い時間帯へ移行した0時から2時までの2時間についての行動を詳細に分析した。特に行動が活発な時間帯における行動の推移をFig. 3に示した。

それらの行動の頻度が高まる前に、雄が徐々に底層近くを遊泳するようになり、行動が活発な時間帯には雄の通常の周回遊泳は中断され、底層（水槽底から10 cm以内）において、雄同士の体をぶつけ合う牽制行動が断続的に観察された（Fig. 3(A)）。その底層に、底から約30 cm上方を周回遊泳していた雌1個体が降下した（Fig. 3(B)）。なお雌には、降下の直前あるいは途中で上方に向かってゆっくり泳ぎ、数秒間（ 1.9 ± 0.7 s ($n = 10$ ））定位に似た行動が時々みられた（Fig. 3(C)）。底層で牽制しあっていた雄は多い時には10個体前後も降下した雌の周囲に群がり、雌を得ようと更に激しく体をぶつけ合った（Fig. 3(D)）。この争う集団から雌雄一对のペアが上昇し（Fig. 3(E)）、それに続いて、雌が雄を誘引する形でのジグザグな上昇（Fig. 3(F)）や、上昇を停止した雌の周りを雄が1~2回周回する行動（Fig. 3(G)）、そして雌雄が尻鰭付近で密着したまま体をごく短時間（ 0.5 ± 0.2 s ($n = 6$ ））振動させる行動（Fig. 3(H)）などが観察された。ペア形成以後の3種

類の行動の頻度は、ジグザグな上昇は15回であり、雄の周回の3回、震動行動の5回よりも多かった。なおジグザグな上昇の途中で雌が停止して雄がその周囲を廻ったり、上昇の途中で雌雄が密着して体を震わせたり、震動行動の後に体を離れた雄が雌の周囲を回ったりといった行動の変化もそれぞれ1回ずつ観察された。これらの行動の後、底から20~30 cm上方でペアが解消され（Fig. 3(I)）、雄はしばしば底層に戻り、残っていた雄を攻撃した（Fig. 3(J)）。一方、別れた雌はほとんどの場合、ペアが解消された層あるいはやや上方を泳いで視野から去った。

以上のように、まず雌の降下が観察され、それに引き続いてその後の様々な行動が観察された。この雌の降下は2時間の観察中に数秒~数分の間隔で21回観察されたが（Fig. 4）、その内の8回は魚が観察視野の外に去ったため、その後の行動を解析することはできなかった。また21回の内の3回は、雌がペア解消直後に行った再降下であったが、すべての降下がペアを解消した雌によるものか否かは確認できなかった。さらに、ペアは全て、降下した雌を巡る雄同士の闘争の後に形成されたのではなく、いくつかの例では雄同士が闘争することなく、1尾の雄が雌に素早く接近し、他の雄が集まる前に

Fig. 4 Changes in frequency of occurrence of each type of spawning behavior from 00:00 to 02:00. Arrows indicate the descent of a female to the bottom. See the text and Fig. 3 for the detailed explanation of respective types of behavior.

ペアが形成された。なおサケ科魚類の様な雄によるスニーキング¹⁰⁻¹³⁾は観察されなかった。

牽制, 闘争, 攻撃あるいは雌に対する追尾や周回といった行動中の雄の平均遊泳速度は $33.5 \pm 13.7 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ($n=51$) と通常時の平均遊泳速度 ($14.2 \pm 3.8 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, $n=10$) より速く (Fig. 2), 両者の間に有意差が認められた (t -test: $P < 0.001$)。一方, 雌については, 降下途中などでの定位遊泳中の速度は $1.6 \pm 2.6 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ($n=20$) と非常に遅く, 逆にジグザクな上昇の時は $30.3 \pm 12.8 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ($n=20$) と速かった。さらに, 上述した雌の降下行動に引き続いて観察された行動の他に, 中層を周回遊泳している雌に雄が後ろから近づいたとき, 雌が前方に突進して雄を振り切るという行動もみられ, その時の遊泳速度は平均で $77.2 \pm 21.4 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ($n=10$) に達した。このように雌の各行動における平均遊泳速度は通常遊泳 ($10.7 \pm 2.3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, $n=10$) と有意に異なっていた (t -test: $P < 0.001$)。なお, 雌雄が互いに密着した状態における平均遊泳速度は $29.6 \pm 10.7 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ($n=11$) であった。

行動が活発な時間帯は 0 時 53 分に 1 個体の雌が底層に最初に降下したときから始まった (Fig. 4)。5 分ごとの雌の降下の頻度 (x) は, 雄同士の牽制, 雌の定位, 雌を巡る雄の闘争, ペアのジグザグ上昇, 周回, 震動, ペアを解消した雄の攻撃, および中層における雌の雄か

らの逃避といった行動の合計頻度 (y) とよく一致しており (Fig. 4: 図中の行動タイプを示すアルファベットは Fig. 3 に準じた), 両者の間に, $y = 10.03x + 6.44$ ($r^2 = 0.82$) という有意な回帰式が得られた (F -test: $p < 0.01$)。

成熟卵と産出卵 今回の VTR 観察では, 放卵放精そのものは直接には確認できず, また観察されたペアによる各行動の前後で, 雌の腹腔内に視認された成熟卵塊の収縮は確認できなかった。しかし観察終了後に, 発眼卵を含む受精卵が水槽底の砂粒に付着糸で絡みついているのが確認された。

考 察

繁殖行動の分類と意義 今回観察された繁殖行動を便宜的に 5 つに分類してその意義を検討した。第 1 は雌の降下行動である。これは, 降下以降に他の行動が連続して観察されており, また他の行動の頻度を高めているようにみえることから, 一連の行動のトリガーと見なせる。

第 2 は雄の闘争行動である。この行動は基本的に雌獲得をめぐる競争と解釈でき, 雌がいないところでの牽制は, その後起こるであろう闘いにおける優位性の確保の意味があると考えられる。ペア解消後の攻撃も, 優位性の維持による配偶者獲得の可能性を高める意味があると考えられる。

第 3 は雌に対する雄の接近および追尾であり, これは雄の求愛行動と解釈できる。この行動はペアを形成した後に雄を先導する形でジグザグな上昇をする雌, あるいは中層を周回遊泳する雌に対して行われた。雌の雄を従えてのジグザグな上昇は, 雌がペアとなるための争いに勝った雄を他の雄の妨害が無い場所へ誘引している, あるいは勝者の俊敏性や産卵への意欲を確認しているという意味を持つと考えられる。一方, 雌が周回遊泳中に接近した雄から離脱する速度は, 雄を伴ってのジグザグ上昇時より遙かに速いことから, 産卵意欲のない雌による雄の拒絶を意味していると考えられる。

第 4 は雌の非常にゆっくりした遊泳による定位である。降下の直前あるいは途中で観察された定位は, 底層で牽制しあっている雄をさらに興奮させるディスプレイと思われる。一方, ペア形成後の雌の定位, およびそれを周回する雄の行動は, 求愛行動の一部と考えられる。

第 5 はペアによる体の震動である。雌雄の体は激しい震動にもかかわらず生殖口付近で互いにしっかりと固定されていたことから, おそらく雄の尻鰭鱗が吸盤として機能していたと考えられる。また, この行動時に放卵放精が行われたと考えるのが妥当である。この行動および尻鰭鱗の吸着機能は, GSI が低く, 限られた数の精子しか持たない雄が効率的な受精を行うための優れた適応

と解釈できる。加えて、二次性徴である雄の生殖口を含む尻鰭前の基部の下方への突出は、生殖口同士をより接近させる上で役立っているものと思われる。さらに産卵時の震動は、沈性卵を底質に広くまき散らす効果があると考えられ、それが卵の捕食や窒息といった危険を減少させている可能性がある。

分割放卵 今回は、残念ながら同じ雌が繰り返し降下行動を行っているか否かの確認は不十分であったが、山口、藤岡¹⁴⁾は、雌雄一対が約2時間の間、産卵を繰り返したことを観察している。このことは、繁殖行動が高頻度な時間帯に、数秒から数分間隔で1個体もしくは数個体の雌が産卵を目的として降下行動を繰り返していることを示唆している。また、雌雄が密着しての振動行動、すなわち放卵放精の持続時間がごく短時間であったことと、その前後で雌の腹腔内の成熟卵塊に目立った収縮が認められなかったことから、1回の産卵数が少なかったことが伺われる。シラウオの雄の精巢は小さくて限られた精子しか持っていないため、前述の独特な産卵行動によって高い受精率を得たとしても1回に多くの卵を受精させることは困難と考えられる。そのために雌は、毎回雄の受精能力にあわせて少数ずつ卵を産出しているのかも知れない。逆に、雌の少数ずつの分割放卵に適応して、雄が準備する精子数を減らし、繁殖コストを低減させているということも考えられる。

このような分割放卵はアユ¹⁵⁾と同様に、より広範囲への卵の分散に寄与し、また雌にとっては複数の雄と配偶することによって、形質の劣った雄にすべての卵が受精させられる危険を回避する意味があるものと推察される。

雌の配偶者選択 今回観察された雌による21回の降下のうち、雌雄が密着しての振動行動、つまり放卵放精に至ったのは5回に過ぎず、この産卵成功率の低さから雌による配偶者選択が示唆される。雄が配偶に成功するためには、他の雄が蟄集する以前に、降下した雌に素早く接近してペアを形成するか、雄同士の闘争に勝つ必要があると考えられる。さらに放卵放精に至るには雌のジグザクな上昇に追従し、雌の生殖口に自分のそれを正確に密着させなければならないと思われる。以上から、雌は俊敏性と強さを基準として雄を選択しているものと考えられる。雄の大きく尖った胸鰭、腹鰭、尻鰭は、この俊敏性を得るために獲得した形質であることが示唆される。

配偶システム シラウオは卵群同期発達型¹⁶⁾の成熟様式を持ち、雌は約10日間隔で卵群の成熟と産卵を繰り返す。¹⁴⁾ また雌の成熟卵塊の容積が個体間で異なっていることが今回観察されたが、このことは観察した雌の産卵周期が個体間で同調していないことを示している。これらのことは産卵に加わる雌が日々更新されているこ

とを示唆している。一方、雄は雌を巡って激しく争い、そのためペア形成に成功する雄が常に同一の個体であるとは限らないことが示唆された。以上から、本種の配偶システムは非縄張り型乱婚¹⁷⁾と推察される。

今回、VTRによる行動観察から、本種の雄の尻鰭鱗を吸盤として利用して雌雄が密着しつつ体を震動させるという独特な産卵行動が推察され、同時に分割放卵、雌の配偶者選択および配偶システムについて考察することができた。しかし、多くの分布域でみられる雌の方が雄より体長が大きいという生態的特徴の適応的な意義や、産卵期における性比の偏り¹⁸⁾と産卵行動との関連については不明なままであり、今後の解明が必要である。

文 献

- 1) Roberts TR. Skeletal anatomy and classification of the neotenic Asian Salmoniform superfamily Salangoidea (icefishes or noodle fishes). *Proc. Cal. Acad. Sci.* 1984; **43**: 179-220.
- 2) Wakiya Y, Takahashi N. Study on fishes of the family Salangidae. *J. Coll. Agri. Tokyo Imp. Univ.* 1937; **14**: 265-296.
- 3) 千田哲資. 岡山県高梁川におけるシラウオの産卵場. 魚類学雑誌 1973; **20**: 25-28.
- 4) 山口幹人. 石狩川水系のシラウオ産卵場を発見. 北水試だより 1994; **27**: 40-42.
- 5) Saruwatari T. Studies on the reproductive biology of Japanese salangid fishes. Phd. Thesis, The university of Tokyo, Tokyo. 1988.
- 6) 山口幹人. シラウオ雄の鱗について. 北水試だより 1999; **46**: 7-10.
- 7) 太田 繁. 中海, 実道湖産白魚の第二性徴並に魚群系統. 水産研究誌 1951; **41**: 17-25.
- 8) 猿渡敏郎. シラウオ—汽水域のしたたかな放浪者「川と海を回遊する淡水魚—生活史と進化—」(後藤 晃, 塚本勝巳, 前川光司編) 東海大学出版会, 東京. 1994; 74-85.
- 9) 山口幹人. シラウオの飼い方. 北水試だより 1996; **35**: 7-14.
- 10) Gross MR. Sneakers, satellites and parentals: polymorphic mating strategies in North American sunfishes. *Z. Tierpsychologie* 1982; **60**: 1-26.
- 11) Gross MR. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. In: Wootton RJ, Potts G (eds) *Fish Reproduction*. Academic Press, London. 1984; 35-75.
- 12) Maekawa K. Sneaking behaviour of mature male parrs of Miyabe charr, *Salvelinus malma miyabei*, during spawning. *Japan. J. Ichthyol.* 1983; **30**: 227-234.
- 13) Maekawa K, Hino T. Spawning behaviour of dolly varden in southeastern Alaska, with special reference to the mature male parr. *Japan. J. Ichthyol.* 1986; **32**: 454-458.
- 14) 山口幹人, 藤岡 崇. 水槽内で観察されたシラウオの複数回産卵. 北水試研報 1999; **54**: 9-13.
- 15) 井口恵一郎. アユの生活史戦略と繁殖. 「魚類の繁殖戦略1」(桑村哲生, 中嶋康裕編) 海游舎, 東京. 1996; 42-77.
- 16) 高野和則. I 魚類の成熟, 発生, 成長とその制御 1. 卵巣の構造と配偶子形成「水族繁殖学」(隆島史夫, 羽生功編) 緑書房, 東京. 1989; 3-34.

- 17) 桑村哲生. 魚類の繁殖戦略入門「魚類の繁殖戦略 1」(桑村哲生, 中嶋康裕編) 海游舎, 東京. 1996; 1-41.
- 18) 堀田秀之, 田村 正. シラウオ (*Salangichthys microdon* BLEEKER) の生態について. 北大水産研究彙報 1954; 5: 41-46.